Strasbourg 1969

Adrien GIRARDIE

CONTROLE NEURO-HORMONAL DE LA MÉTAMORPHOSE ET DE LA PIGMENTATION chez *LOCUSTA MIGRATORIA CINERASCENS*

(ORTHOPTÈRE)

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION .. 80

TECHNIQUES ET METHODES .. 81

LE SYSTEME NEUROSECRETEUR APRES ELECTROCOAGULATION ELECTIVE DE LA PARS INTERCEREBRALIS .. 82

CONTROLE DE LA METAMORPHOSE ET DE LA PIGMENTATION PAR LA PARS INTERCEREBRALIS .. 84

I. — Animaux opérés au stade IV .. 84

1) Electrocoagulation de la zone C de la *pars intercerebralis* 85

2) Electrocoagulation de la zone AB de la *pars intercerebralis* 89

3) Electrocoagulation de la zone AB de la *pars intercerebralis* suivie d'une allatectomie .. 94

4) Implantation de 6 *pars intercerebralis* .. 94

5) Déconnexion des corps allates .. 98

II. — Animaux opérés au stade V .. 99

1) Electrocoagulation de la zone C de la *pars intercerebralis* 99

2) Electrocoagulation de la zone centrale de la *pars intercerebralis* .. 100

3) Electrocoagulation de la zone centrale de la *pars intercerebralis* suivie d'une allectomie .. 101

4) Implantation de 6 *pars intercerebralis* .. 101

5) Déconnexion des corps allates .. 101

DISCUSSION ET CONCLUSION .. 101

SUMMARY .. 110

BIBLIOGRAPHIE .. 111

INTRODUCTION

La cause essentielle de la métamorphose chez les Insectes est l'arrêt du fonctionnement des *corpora allata* qui cessent de produire à la fin de la vie larvaire l'hormone juvénile. Diverses raisons font penser que le cerveau serait responsable de cette inhibition de la fonction juvénilisante des corps allates. Actuellement on ne sait pas si ce contrôle cérébral de l'activité des *corpora allata* est purement nerveux ou s'il s'effectue par voie humorale. SCHARRER (1946, 1952) sur *Leucophaea* et OZEKI (1961) sur *Anisolabis* par simple déconnexion des corps allates avec le cerveau montrent qu'il existe des relations fonctionnelles entre ces 2 organes et apportent un argument en faveur d'un contrôle nerveux. Chez *Bombyx*, BOUNHIOL et al. (1953) établissent une relation de cause à effet entre l'arrivée des produits de neurosécrétion protocérébraux dans les *corpora allata* et les variations de volume de ces organes. ARVY et GABE (1953) mettent en évidence un parallélisme entre le maximum d'activité des cellules neurosécrétrices (CNS) protocérébrales et l'activité sécrétrice des corps allates des Odonates. NAYAR (1953) décrit chez *Iphita* des modifications importantes des CNS protocérébrales en corrélation avec la mue nymphale. LARSEN (1966) observe chez *Aedes* l'instauration d'un cycle de sécrétion des CNS à la fin de la vie larvaire précédant la pupaison. D'autre part JOLY (1960) soupçonne chez *Locusta* l'existence d'un facteur sanguin qui, au début du dernier stade larvaire, inhibe ou freine l'activité des *corpora allata*.

L'emploi de techniques histologiques appropriées permet de différencier suivant leurs affinités tinctoriales plusieurs types de CNS dans la *pars intercerebralis* (PI) (NAYAR 1955) dont les modifications morpho-histologiques sont en rapport avec les divers stades du développement (voir mises au point de GABE 1954, RAABE 1959, NOVAK 1964). Il semble que les différences histochimiques des produits de neurosécrétion des cellules de la PI soient liées à la sécrétion de plusieurs facteurs intervenant dans la régulation de phénomènes physiologiques distincts.

Des expériences antérieures de destruction (GIRARDIE 1962, 1963, 1964 a) et d'implantation (GIRARDIE 1965 b) de la PI nous ont permis d'attribuer au CNS médianes protocérébrales une fonction stimulatrice et inhibitrice des *corpora allata* dans le cas du contrôle de la pigmentation liée au dimorphisme des phases et de la métamorphose chez *Locusta*. L'histologie et l'ultrastructure (GIRARDIE et GIRARDIE 1966, 1967) montrent que la PI, chez *Locusta*, est formée de deux zones plus ou moins distinctes contenant des cellules satisfaisant aux critères cytomorphologiques de neurosécrétion établis par SCHARRER et SCHARRER (1954). La zone centrale est constituée essentiellement d'un mélange de CNS A renfermant de nombreuses inclusions Gomori + et de

UNIV. LEIDEN BIBL.

cellules B phloxinophiles pauvres en sécrétion et qui pourraient représenter le stade de repos des cellules A (GIRARDIE et GIRARDIE 1967). La zone périphérique est caractérisée par de volumineuses CNS C particulièrement abondantes latéralement et juste au-dessus du nerf ocellaire médian contenant quelques grains Gomori +. La cytologie révèle des variations d'activité des CNS A (en rapport avec la maturité sexuelle comme chez *Schistocerca* HIGHNAM 1961) et des CNS C (tout au début du dernier stade larvaire et lors de la maturité génitale GIRARDIE et GIRARDIE 1966, 1967).

Chez *Locusta*, la nature de la dernière mue ou mue de métamorphose se décide pendant les 2 à 3 premiers jours du stade V (JOLY 1960), passée cette période critique il n'est plus possible d'inhiber franchement la métamorphose. Le fait qu'il se produit une accumulation de la neurosécrétion dans les cellules C au début de cette période critique suggère l'hypothèse d'un contrôle neuro-hormonal du déterminisme de la métamorphose par les CNS C qui agiraient sur l'activité des *corpora allata*. Nous nous sommes attaché à vérifier cette hypothèse en détruisant les cellules C ou A et B avec l'espoir de troubler la métamorphose d'une manière cohérente soit en prolongeant la vie larvaire par l'adjonction de mues larvaires surnuméraires (métathétélie), soit en avançant la métamorphose par la suppression d'un stade larvaire (prothétélie).

Chez les Acridiens grégarisables, les *corpora allata* en plus de leur fonction juvénilisante sont impliqués dans le contrôle physiologique du dimorphisme des phases intervenant sur la pigmentation (JOLY 1952 b, 1960 ; STAAL 1961). La phase solitaire reconnue plus juvénile que la phase grégaire (KENNEDY 1956) devrait sa livrée verte à un hyperfonctionnement des corps allates qui sécréteraient une hormone associée ou identique à l'hormone juvénile et liée à la production de pigments verts. Nous avons utilisé ce critère de pigmentation comme second test de l'hyperactivité des *corpora allata* après nos interventions sur la PI.

Cette étude complète et surtout précise des travaux préliminaires (GIRARDIE 1962, 1963, 1964 a, 1965 a, 1965 b ; GIRARDIE et CAZAL 1965) par une expérimentation réalisée sur un nombre plus élevé d'animaux et par quelques expériences supplémentaires (ablation et déconnexion des corps allates, électrocoagulation de la région centrale de la PI.).

TECHNIQUES ET METHODES

1) *Matériel biologique* : Notre étude a porté sur l'Acridien méditerranéen, *Locusta migratoria cinerascens*, phase grégaire. Les animaux sont élevés dans une salle dont la température est maintenue pendant la journée aux environs de 27 à 28° C, alors que la nuit elle tombe à 24°C. L'humidité relative est entretenue, par 2 arrosages

quotidiens du sol de la salle d'élevage, à 58 - 60 % de 10 heures à 19 heures et à 46 % pendant la nuit. Les larves sont placées dans des cages de 40 × 30 × 30 centimètres. Le fond de ces cages est en bois, les parois latérales en treillis métallique et le dessus est constitué de 2 vitres amovibles dans un système de glissière servant à l'introduction d'animaux et de la nourriture. Les cages des adultes mesurent 70 × 50 × 35 centimètres, le fond en bois possède un tiroir dans lequel se trouve un pondoir rempli de sable fin stérilisé et légèrement humide. Tous les côtés sont grillagés à l'exception d'une paroi vitrée munie d'une petite porte à guillotine permettant l'accès à l'intérieur. L'éclairage est dispensé par des lampes électriques allumées chaque jour de 10 heures à 19 heures. Des ampoules de 40 watts sont disposées entre les petites cages contre le grillage et chaque grande cage possède à l'intérieur une ampoule de 150 watts. Les Criquets ont la possibilité de venir se chauffer près de ces lampes au voisinage desquelles règne une température de 35 à 39°C. L'alimentation renouvelée chaque matin consiste essentiellement pour les larves en de jeunes pousses de blé germé de 15 centimètres de haut ; pour les adultes cette ration est complétée par un mélange de son de froment, de farine et de levure de bière. En été, le régime alimentaire est enrichi d'herbe fraîche recueillie dans la nature. Pour conserver le type grégaire, l'élevage doit être dense pour que les animaux aient des contacts sociaux fréquents (Uvarov 1928, Ellis 1962), d'autre part l'effet de groupement diminue la fécondité des femelles et le pourcentage des larves viables (Albrecht et al. 1958). Pour ces 2 raisons, le nombre d'animaux par cage a toujours été maintenu entre 50 et 150.

L'effectif de chaque série expérimentale n'a jamais dépassé 30 sujets mais pour que les conditions psychiques liées aux contacts sociaux soient conservées, les animaux ont été placés dans des cages plus petites (30 × 25 × 25 centimètres).

2) *Techniques opératoires :* Nous renvoyons à nos publications précédentes pour l'exposé détaillé des techniques expérimentales d'électrocoagulation partielle ou totale de la PI (Girardie 1967), d'implantation de PI, d'allatectomie et de déconnexion des corps allates (Girardie 1965 a, 1967). Les témoins mis dans les mêmes conditions expérimentales subissent un simulacre d'opération laissant intactes leur PI et leurs connexions cerveau-corps paracardiaques-corps allates ou recevant un fragment de tissu adipeux ou de muscle ou de deuto ou tritocérébron de même volume que les organes implantés.

LE SYSTEME NEUROSECRETEUR APRES ELECTROCOAGULATION ELECTIVE DE LA PARS INTERCEREBRALIS

Nous avons essayé de détruire électivement par électrocoagulation soit les CNS A-B, soit les CNS C. L'électrocoagulation d'une de ces catégories cellulaires n'est pas sans dommage pour les CNS contiguës de l'autre catégorie bien que cette technique puisse permettre des destructions très localisées (fig. 2) et plus précises que la technique de cautérisation utilisée par la plupart de nos prédécesseurs (l'extension de la lésion consécutive à une cautérisation est difficilement contrôlable du fait de l'effet calorifique parasite dû au rayonnement du cautère).

La destruction des CNS C dans leur totalité est pratiquement impossible en raison de la localisation de quelques-unes de ces cellules dans la région postérieure de l'ensemble neurosécréteur, leur électrocoagulation entraînerait celle de la plupart des cellules A-B. Mais le plus grand nombre des CNS C se trouvent à la périphérie latéro-antérieure de la PI (fig. 1) et de part et d'autre du sillon médian, la destruction de ces zones (fig. 2) respectant un nombre appréciable des CNS A-B centrales aboutit à des résultats satisfaisants et interprétables. En effet l'histologie de la PI après électrocoagulation des régions périphériques et du sillon médian permet de constater que la majorité

des CNS A-B subsistent et présentent des critères d'activité sécrétoire : elles renferment de nombreuses inclusions fuchsinophiles (fig. 2) qui s'éliminent et que l'on trouve le long du tractus cardiaque et des nerfs cardiaques jusque dans les *corpora cardiaca.*

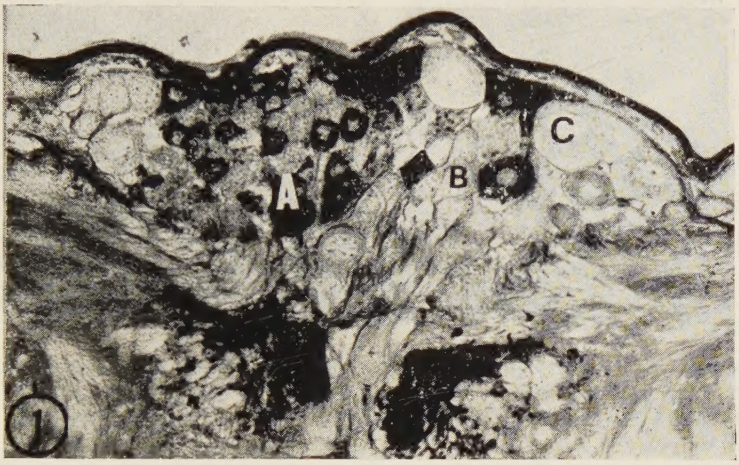

Fig. 1. — Coupe transversale de la *pars intercerebralis.* CNS A (A), B (B) et C (C). Fuchsine paraldéhyde ; X 500.

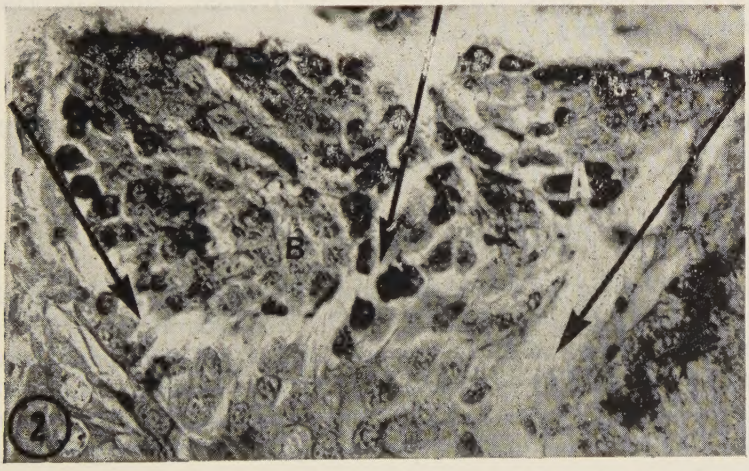

Fig. 2. — Coupe transversale de cerveau d'un animal sacrifié une demi-heure après électrocoagulation des zones périphériques de la *pars intercerebralis* et du sillon médian riches en CNS C (flèches). Persistance de CNS A (A) et B (B). Fuchsine paraldéhyde ; X 300.

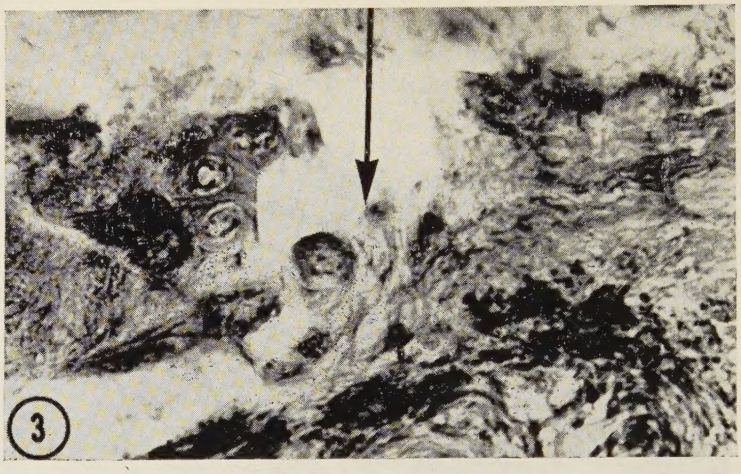

Fig. 3. — Coupe transversale du cerveau d'un animal sacrifié une demi-heure après électrocoagulation de la zone centrale de la *pars intercerebralis* riche en CNS A-B (flèche). Persistance des CNS C (C). Fuchsine paraldéhyde ; X 400.

De même l'électrocoagulation élective des CNS A-B ne peut être que sub-totale pour épargner la majeure partie des cellules C, lesquelles restent fonctionnelles (fig. 3). Les voies de cheminement de la neurosécrétion et les corps cardiaques contiennent très peu de matériel fuchsinophile. Ce résultat est en rapport avec le nombre réduit de CNS C et surtout avec leur activité relativement faible (GIRARDIE et GIRARDIE 1966, 1967).

CONTROLE DE LA METAMORPHOSE ET DE LA PIGMENTATION PAR LA PARS INTERCEREBRALIS

I. — ANIMAUX OPERES AU STADE IV.

Les électrocoagulations réalisées sur des animaux de l'avant-dernier stade larvaire ont porté sur des individus âgés de 2 à 12 heures. C'est la période qui se prête le mieux à une telle intervention expérimentale car le sang est encore transparent et pas trop abondant et les organes n'ont pas encore grossi laissant entre eux des espaces libres ; tous ces facteurs facilitent l'expérimentation rendant aisé l'accès des organes. Les implantations de PI et les déconnexions de *corpora allata* ont également été réalisées dans les premières heures qui suivent la troisième mue dans le but d'intervenir avant que le caractère larvaire de la mue suivante ne soit déterminé.

TABLEAU I

Résultats d'électrocoagulations des zones AB (— AB) et C (— C), de la zone AB suivie d'allatectomie (— AB et c.a.), d'implantation de 6 PI (+ 6 PI) et de déconnexion des corps allates sur le stade IV.

Opération	Pigmentation	Stade V				Stade VI					
		Animaux prothétéliques		Larves normales		Larves métathétéliques		Adultes métathétéliques		Adultes normaux	
		n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
— C	Grégaire	0	0	75	37	0	0	0	0	67	73
	Verte	0	0	6	3	0	0	0	0	0	0
	Claire	11	6	109	54	0	0	0	0	25	27
— AB	Grégaire	0	0	108	69	0	0	4	3	80	70
	Verte	0	0	36	23	6	5	9	8	14	12
	Claire	0	0	12	8	0	0	0	0	2	2
— AB — c.a.	Grégaire	34	100	0	0	0	0	0	0	0	0
	Verte	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Claire	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
+ 6 PI		2	2	45	62	0	0	0	0	32	68
	Sombre	0	0	26	36	0	0	0	0	15	32
Déconnexion des c.a.	Grégaire	0	0	76	96	0	0	0	0	64	100
	Verte	0	0	2	4	0	0	0	0	0	0
	Claire	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

n = nombre d'animaux.

1) *Electrocoagulation de la zone périphérique de la pars intercerebralis et du sillon médian :*

Les résultats de destruction élective du sillon médian et de la zone périphérique de la PI abondamment pourvus de CNS C, à l'avant-dernier stade larvaire figurent dans le tableau I.

a) *Action sur la métamorphose :* les opérés se divisent en 2 groupes.

Type imaginal.

— pour 94 % des animaux de cette série expérimentale le stade IV, qui n'a pas dépassé 9 jours, se termine par une mue de croissance larvaire normale.

Dans les 4 premiers jours du stade suivant (stade V) une mortalité élevée (66 %) est constatée correspondant à la période de préparation de la future mue (STRICH-HALBWACHS 1959). Tous les animaux survivants, sans exception, muent avant le quatorzième jour du stade V et se métamorphosent en des adultes parfaits présentant une morphologie externe identique à celle des adultes normaux.

Type prothétélique.

— Pour 11 larves du stade IV, soit 6 % de l'effectif total des opérés la quatrième exuviation survient entre les jours 11 et 15, nettement plus tard que chez les autres animaux. Cette mue n'est pas une mue larvaire mais rappelle une mue de métamorphose dont elle présente les caractéristiques externes, à savoir notamment l'accroissement considérable des ailes et leur changement de texture. Cette métamorphose anticipée par la suppression du dernier stade larvaire donne au stade V de petits adultes (fig. 4) semblables à ceux obtenus par JOLY (1960) par allatectomie. La taille de l'animal est légèrement supérieure à celle d'un stade V normal mais inférieure à celle d'une imago. Par leur morphologie, leur structure, leur position et leur mode de plissement les organes du vol de ces imagos prématurées sont exactement du type adulte.

Fig. 4. — Animal prothétélique un peu clair après électrocoagulation des CNS C au stade IV.

Chez les Orthoptères, les élytres et les ailes postérieures se développent suivant le mode anastrophotère ; à la troisième mue les lobes alaires épais et recouverts d'une cuticule opaque se retournent amenant leur bord inférieur en position dorsale et les ailes postérieures recouvrent les élytres, un nouveau renversement se produit à la mue imagi-

nale rétablissant la situation normale des organes du vol. Chez nos 11 opérés, il y a eu redressement des ailes au stade V, les ptérothèques antérieures se sont transformées en de véritables élytres minces, et transparents recouvrant et protégeant les ailes postérieures. Celles-ci proviennent de la seconde paire de ptérothèques, elles sont souples, transparentes, membraneuses et plus ou moins repliées en éventail. Il faut cependant mentionner que les élytres et les ailes sont relativement plus courts que chez un adulte normal, ils ne recouvrent que les 4 à 6 premiers segments abdominaux alors qu'ils dépassent largement l'extrémité terminale de l'abdomen chez l'imago parfaite. JOLY (1960) montre par une étude biométrique précise que la brièveté alaire des imagos prématurés résulte d'une métamorphose anticipée s'accomplissant à partir d'un matériel larvaire moins abondant. D'autres caractères morphologiques différenciant la forme adulte de la forme larvaire sont de type franchement imaginal : aspect de la carène pronotale, pilosité de la face ventrale du thorax et pigmentation du tégument. De plus, ces 11 petits adultes prématurés ont terminé leur croissance ils ne muent plus et n'essaient pas d'ébaucher une nouvelle mue, six ont survécu au-delà du vingt-cinquième jour du stade V sans présenter le moindre signe préparatoire à la mue comme le révèle l'état de leur tégument à l'autopsie.

Il est donc évident que la métamorphose, occasionnée au moment de la quatrième mue par l'électrocoagulation de la région des CNS C de la PI a exactement la même valeur qu'une métamorphose normale et les animaux prothétéliques ainsi obtenus sont de véritables imagos nains.

b) *Action sur la pigmentation :* Les opérés dont la métamorphose n'a pas été troublée se répartissent en 3 lots nettement distincts en ce qui concerne leur pigmentation.

Dans un premier lot, la coloration des larves du dernier stade larvaire et des imagos est du type grégaire comparable en tous points à celle des animaux normaux. La pigmentation chez la larve est bicolore : la face dorsale du corps et les pleurites abdominaux sont noirs, les pattes, la face ventrale et les parties latérales de la tête et du thorax sont oranges finement ponctuées de taches brunes. Chez le jeune adulte, la coloration est plus uniforme : elle est brune mais plus claire sur la face ventrale et caractérisée par 2 bandes mélaniques horizontales allongées de part et d'autre de la carène pronotale ; les nervures des élytres sont noires, les taches sombres entre les nervures couvrent exceptionnellement plusieurs cellules élytrales et ont une mélanisation hétérogène. Cette pigmentation grégaricolore tourne au jaune citron chez les mâles âgés mûrs seulement. Il est intéressant de signaler que ce sont ces animaux qui présentent le moins de mortalité au stade V. Chez ces individus, la destruction de la région périphérique de la PI

et du sillon médian n'a réussi à perturber ni la métamorphose ni la pigmentation, on peut en conclure que notre opération n'a pas modifié l'activité des *corpora allata* de ces animaux.

Les larves du deuxième lot, au nombre de 6 au stadeV, bien qu'elles soient maintenues en population dense présentent à partir de la quatrième exuviation une pigmentation légèrement verte caractéristique de la phase solitaire. Ce changement de couleur, surtout sensible sur le pronotum, les flancs et la troisième paire de fémurs, est dû au développement d'un pigment vert se substituant plus ou moins à la pigmentation sombre et orangée grégaire. Le verdissement du tégument qui n'affecte qu'une très faible proportion d'opérés (3 %) ne se maintient pas chez l'adulte, 2 animaux verts ont succombé au début du stade V et les 4 autres sont redevenus grégaricolores à la cinquième exuviation. L'apparition de la livrée verte est déterminée physiologiquement par une activité élevée des *corpora allata* (Joly 1960, Staal 1961). Il semble légitime de penser que l'électrocoagulation a stimulé les corps allates chez ces 6 animaux mais cette action allatotrope n'a été que faible et passagère puisque le pigment vert disparaît chez l'adulte et que la métamorphose n'a pas été troublée.

Enfin les individus du troisième lot représentant la fraction la plus élevée des opérés (60 % au stade V et 27 % au stade imaginal) se distinguent par une dépigmentation générale de leur tégument due à une régression plus ou moins complète du pigment cuticulaire noir et des ommochromes hypodermiques au moment de la quatrième exuviation. Chez les larves, dans les cas extrêmes de dépigmentation, la cuticule est parfaitement incolore et la coloration de l'animal est d'un jaune pâle uniforme excepté les mandibules et les yeux qui gardent une teinte sombre. Une altération aussi prononcée de la pigmentation n'a été obtenue que chez 6 larves. Chez les autres animaux, l'éclaircissement tégumentaire n'est pas aussi manifeste, 2 bandes allongées légèrement sombres sur la partie dorsale du pronotum persistent fréquemment ainsi que des taches marron clair plus ou moins étendues sur la tête et les autres parties du corps (fig. 5). En fait il existe tous les états intermédiaires entre une dépigmentation parfaite et l'individu normalement grégaricolore. Le devenir des 109 larves claires au dernier stade larvaire est le suivant : 68 succombent au début du stade V, 16 qui étaient faiblement pigmentées font retour à la pigmentation grégaricolore à l'occasion de la cinquième exuviation et 25 sont restées plus ou moins dépigmentées au stade imaginal.

Les imagos clairs ne présentent pas une dépigmentation aussi marquée que les larves. Ils ont une teinte générale beige, sur la carène pronotale légèrement pigmentée existe la bande sombre typique bilatérale occupant la largeur du pronotum. Les organes du vol eux aussi sont dépigmentés : les nervures sont brunes au lieu d'être noires et les dessins sombres sont pâles.

Fig. 5. — Larve du stade V dépigmentée après électrocoagulation des CNS C au stade IV (a). Larve du stade V témoin (b).

La perturbation de la métamorphose s'accompagne chez les 11 sujets prothétéliques d'une dépigmentation incomplète de leur tégument (fig. 4). On peut nettement distinguer sur la face dorsale du pronotum les deux bandes sombres longitudinales caractéristiques de la pigmentation imaginale. Des taches brunes sont également réparties sur l'occiput, sur les pleurites thoraciques et sur les fémurs III.

2) *Electrocoagulation de la zone centrale de la pars intercerebralis*

Les résultats consignés dans le tableau I indiquent que la mortalité dans ce groupe expérimental est moins élevée que dans le précédent. Ainsi la majorité des opérés (74 %) survivent au stade V et accèdent au stade VI, les autres succombent à la fin du stade V au moment de l'apparition des signes préparatoires à l'exuviation.

a — *Action sur la métamorphose.* Après un stade IV dont la durée n'a pas excédé 10 jours, tous les animaux présentent un stade V typiquement larvaire. Par contre le stade VI, normalement imaginal, ne se compose pas uniquement d'adultes, la cinquième mue n'ayant pas été une mue imaginale pour tous les animaux. La population de ce stade VI n'est donc pas homogène et comprend 3 types d'individus assez nettement définis.

— *Type imaginal.* 84 % des larves qui franchissent la cinquième exuviation parviennent normalement à la métamorphose après un stade V de 16 jours au maximum. L'électrocoagulation de la zone centrale de la PI riche en cellules A et B n'a nullement troublé l'évolution ultérieure du développement larvaire ni la morphogenèse imaginale de ces animaux.

— *Type larve métathétélique.* La morphologie de 5 % des animaux du stade VI est à prédominance larvaire. Leur stade V en général plus court que celui des opérés à métamorphose normale n'a pas duré plus de 13 jours. Ces animaux dont la taille est voisine de celle de l'adulte présentent une majorité de caratères larvaires nous permettant de les considérer comme des larves surnuméraires ou métathétéliques (fig. 6). Ils sont presque identiques à ceux obtenus par implantation de *corpora allata* actifs par Joly (1960) et que cet auteur a décrit sous le nom d'adultoïdes. Les ptérothèques ont conservé leur structure charnue, elles ne se sont pas redressées et sont disposées exactement comme celles des stades IV et V normaux. Leur dimension est variable d'un animal à l'autre, mais toujours supérieure aux lobes alaires des larves du stade V, recouvrant les 6 à 8 premiers segments abdominaux. A ce caractère s'ajoutent d'autres traits juvéniles : la forme de la carène pronotale est rectiligne comme chez les larves et la pilosité du tégument de la face ventrale du thorax est franchement larvaire (soies peu nombreuses et courtes) mais la pigmentation est du type imaginal.

Fig. 6. — Larve matathétélique après électrocoagulation des CNS A-B au stade IV.

Ces animaux joignent à ces caractères morphologiques un comportement physiologique qui permet de les considérer comme des larves : la durée de leur stade V est notablement raccourcie par rapport aux autres opérés qui ont eu une mue imaginale normale ou qui n'ont pas eu leur métamorphose inhibée d'une façon aussi spectaculaire. Quatre de ces animaux ont succombé durant les 5 premiers jours du stade VI, les 2 autres ont survécu jusqu'aux jours 15 et 17. L'autopsie et l'examen minutieux de ces 2 derniers révèlent un décollement de la cuticule et la présence d'une nouvelle cuticule sous l'ancienne, cette

constatation permet d'affirmer que ces individus préparaient et étaient même sur le point d'accomplir une exuviation surnuméraire. Signalons enfin que ces 2 animaux sont des femelles et que leurs ovaires sont restés dans un état infantile continuant leur croissance au même rythme que pendant le stade V ce qui reconfirme l'état larvaire de ces individus. Les caractères physiologiques complètent les observations morphologiques et confirment que ces animaux ont eu leur métamorphose supprimée. Ainsi ce stade VI est un stade larvaire supplémentaire constitué par d'authentiques larves capables d'ébaucher une nouvelle mue interrompue accidentellement par la mort des animaux.

— *Type imago métathétélique.* L'électrocoagulation de la zone A-B a également altéré, mais à un degré moindre, la métamorphose de 13 animaux, soit 11 % de l'effectif total de cette seconde série expérimentale. Ces individus à métamorphose perturbée (fig. 7) sont beaucoup plus proches des adultes que des larves métathétéliques que nous venons de décrire et sont comparables sur bien des points aux imagos imparfaits obtenues par Joly (1960) par simple implantation de *corpora allata* dans certaines conditions. Ils s'opposent aux larves métathétéliques par une majorité de caractères imaginaux aussi bien morphologiques que physiologiques qui justifie leur qualification d'imagos métathétéliques.

Fig. 7. — Adulte métathétélique après électrocoagulation des CNS A-B au stade IV.

Les ailes à peine raccourcies recouvrent et dépassent largement l'apex de l'abdomen. La cinquième mue représente une métamorphose presque parfaite pour les organes du vol ; à l'occasion de l'exuviation, les ailes se sont redressées et ont pris leur position normale,

les élytres recouvrent les ailes postérieures. Les 2 paires d'ailes présentent une texture du type imaginal, elles ont perdu leur aspect charnu pour acquérir la structure membraneuse et transparente d'ailes imaginales. Leur forme diffère sensiblement de celle des adultes normaux : les ailes postérieures ont un aspect fripé et leur plissement en éventail est imparfait, l'extrémité postérieure des élytres au lieu d'être plane est enroulée et gondolée donnant l'illusion d'élytres encore plus courts. La carène pronotale n'est pas rectiligne comme chez les larves normales et métathétéliques, mais est légèrement déformée, elle présente un léger fléchissement en forme de selle en son milieu copiant exagérément la forme imaginale. Le tégument possède également des caractères d'adulte, sa pigmentation est du type imaginal (voir plus loin) tout comme les soies des sternites qui se sont développées quoique moins longues que chez l'adulte. Certains de ces imagos métathétéliques ont des ailes plus longues et presque plates, la carène pronotale est du type imaginal. Ces animaux se situent par leur morphologie entre les 2 catégories d'adultes imparfaits et d'adultes normaux.

Par leur biologie et leur physiologie, les imagos métathétéliques se rapprochent encore plus des imagos normaux. Chez ces individus, la cinquième exuviation intervient entre les jours 12 et 16 du stade V, dans les mêmes délais que chez les imagos à métamorphose non perturbée. Huit imagos métathétéliques ont succombé après le vingtième jour du stade VI sans avoir accompli de sixième mue et sans que leur tégument ne présente de signes préparatoires à la mue ce qui confirme que le stade V a été un stade larvaire préimaginal normal.

Les imagos métathétéliques sont des adultes dont le développement des caractères morphologiques n'a été que partiellement entravé.

b — *Action sur la pigmentation.* L'électrocoagulation de la région neurosécrétrice A - B entraîne l'apparition de la pigmentation verte au stade V chez 23 % des opérés et la dépigmentation plus ou moins complète de 8 % des animaux. Ces changements de coloration tégumentaire se manifestent à partir de l'exuviation qui suit notre intervention sur le cerveau et peuvent se maintenir au stade VI qui comprend 25 % d'individus verts et 2 % d'animaux clairs. La description des 3 types de coloration grégaire, solitaire et claire faite plus haut reste valable pour ces animaux, mais les solitaricolores présentent une teinte verte plus accusée.

Ainsi chez les larves du stade V, le verdissement du tégument s'étend sur la plus grande partie de la face dorsale et des flancs alors que la face ventrale reste orangée. Cependant toutes les larves ne réalisent pas aussi parfaitement ce type de pigmentation qui est tout à fait voisin de la phase solitaire. Il existe toute la gamme de pigmentation allant de la coloration franchement verte à une coloration proche du type grégaricolore présentant uniquement quelques taches verdâtres

sur les parties latérales du pronotum et sur les flancs des deuxième et troisième segments thoraciques. Ces larves dont la coloration a été faiblement perturbée reprennent à la cinquième exuviation leur coloration grégaire typique.

Chez les adultes parfaits, la pigmentation verte est moins prononcée que chez les larves. Le verdissement affecte les joues, le pronotum et les pleurites des deuxième et troisième segments thoraciques sous forme de traînées d'un vert terne. Les 2 taches noires allongées du pronotum sont parfaitement visibles et ne sont qu'exceptionnellement réduites.

La pigmentation des imagos métathétéliques au contraire se rapproche plus de la phase solitaire. La tête, le pronotum, les flancs du thorax et la troisième paire de fémurs sont d'un vert vif, l'abdomen est brun tacheté de vert et la face ventrale du corps est jaune clair. Sur le bouclier pronotal uniformément vert on distingue nettement, de part et d'autre de la carène, les 2 taches sombres caractéristiques de la pigmentation adulte. Par contre les nervures et les dessins des ailes sont noirs rappellant le type grégaire. Comme pour les larves du stade V, tous les imagos métathétéliques ne présentent pas ce type de coloration aussi prononcé, il existe en fait tous les intermédiaires entre la pigmentation solitaire et la pigmentation grégaire et ce sont les animaux les plus proches de la forme adulte parfait qui présentent une coloration moins verte.

Si l'animal est une larve métathétélique, sa pigmentation toujours du type imaginal peut être solitaricolore, soit faiblement verte comme dans le cas des adultes parfaits.

Une faible proportion de larves du stade V (8 %) est plus ou moins dépigmentée, 4 d'entre elles succombent au cours de ce dernier stade larvaire, 6 sont redevenues grégaires au stade imaginal et 2 deviennent des adultes parfaits dépigmentés. Il n'a pas été possible d'obtenir par destruction de la zone A-B des animaux clairs et à métamorphose perturbée.

Ces observations montrent que l'électrocoagulation de la zone centrale de la PI formée essentiellement de cellules A et B trouble la métamorphose et la pigmentation. On est tenté de rapprocher ces résultats de ceux obtenus par implantation de *corpora allata,* mais en fait ils ne les copient qu'imparfaitement. Joly (1960) montre que l'implantation de corps allates actifs réalisée dans certaines conditions perturbe la métamorphose morphologiquement et chromatiquement : l'adultoïde et l'imago imparfait conservent toujours une pigmentation larvair. Nos opérés par contre, à métamorphose totalement ou partiellement supprimée par la destruction de la région A-B, ont une pigmentation imaginale typique. Si nos expériences se sont opposées à la réalisation de la morphogenèse imaginale au même titre qu'une im-

plantation de *corpora allata,* elles se sont révélées inefficaces sur le caractère chromatique qui accompagne normalement la métamorphose. De plus l'implantation de corps allates fournit des adultes imparfaits grégaires et exceptionnellement verts, alors que ceux obtenus par électrocoagulation de la zone centrale de la PI sont plus proches de la pigmentation solitaricolore que de la pigmentation grégaricolore. La morphologie et la pigmentation verte des imagos parfaits et des larves à PI partiellement détruite dans cette série expérimentale sont comparables à celles des adultes normaux et des larves produits par implantation de *corpora allata.*

3) *Electrocoagulation de la zone centrale de la pars intercerebralis suivie d'une allatectomie.*

Nos résultats d'électrocoagulation de la zone A-B reproduisant assez fidèlement les effets d'implantation de corps allates tendent à montrer que cette partie centrale de la PI exerce une inhibition des *corpora allata.* Pour vérifier cette hypothèse, nous avons réalisé une électrocoagulation de la zone A-B suivie immédiatement d'une allatectomie sur les larves du stade IV.

Les 34 opérés de cette série expérimentale (tableau I) qui effectuent la quatrième exuviation ont un stade IV dont la durée est significativement supérieure de 3 jours environ à la durée du stade IV témoin (les témoins subissent une électrocoagulation identique à celle des opérés mais leur allactectomie n'est que fictive).

Tous ces opérés ont donné au stade V des animaux prothétéliques parfaitement grégaires. Ils sont identiques morphologiquement à ceux obtenus par électrocoagulation de la zone périphérique de la PI et du sillon médian, mais la pigmentation typiquement imaginale est grégaricolore. Aucun de ces animaux, dont la survie au stade V a atteint pour certains jusqu'à 21 jours, n'a présenté de signes préparatoires à la mue. Nos interventions ont entraîné une métamorphose anticipée complète de tous les opérés qui sont une réplique fidèle des imagos nains réalisés par allatectomie (Joly 1960). L'électrocoagulation n'a donc plus aucune action sur la métamorphose, ni sur la pigmentation après ablation des corps allates. Ce résultat montre que la PI n'agit pas directement, mais intervient sur les *corpora allata* qui se comportent comme organe de relais.

4) *Implantation de 6 pars intercerebralis*

Les implantations de 6 PI sur de jeunes larves du stade IV sont susceptibles de perturber à la fois la métamorphose et la pigmentation comme l'indiquent les résultats rapportés dans le tableau I. La mortalité des animaux opérés est assez élevée après le quatrième stade larvaire, 66 % seulement des larves du stade V réussissent à atteindre le stade imaginal.

a) *Action sur la métamorphose.* Ce type d'expériences produit un effet sur la métamorphose en tout point identique à une destruction de la zone C : obtention d'adultes parfaits et d'animaux prothétéliques.

— *Type imaginal.* Parmi les 73 opérés, 71 individus (soit 98 %) ont un stade IV significativement raccourci par rapport aux témoins et les 47 animaux survivants qui effectuent la cinquième exuviation, présentent un stade V notablement raccourci comme l'indique le tableau II.

TABLEAU II

Durée des stades IV et V des animaux à métamorphose normale après implantation de 6 PI sur le stade IV.

Stades	Témoins		Opérés		Comparaison des durées
	n	m ± s	n	m ± s	
IV	58	6,85 ± 0,91	71	6,28 ± 1,17	d = 0,57 ± 0,18 p = 0,01 — 0,001
V	44	10,26 ± 0,94	47	9,31 ± 1,02	d = 0,87 ± 0,20 p < 0,001

d = différence de durée entre les stades témoins et opérés.
m ± s = valeur moyenne de la durée en jours du stade ± l'écrat-type de cette durée.
n = nombre d'animaux.

Pour ces animaux à développement accéléré par implantation de PI, la cinquième mue qui est avancée de 1,34 jour en moyenne (0,57 j. + 0,77 j.) est une mue de métamorphose parfaite aussi bien morphologiquement que physiologiquement. Les imagos ainsi obtenus présentent un comportement sexuel qui s'identifie à celui des témoins. Toutefois, les adultes porteurs d'implants de PI se distinguent des adultes normaux par leur pigmentation.

— *Type prothétélique.* Par contre la durée du stade IV des 2 autres opérés sur les 73 animaux de cette série expérimentale est respectivement de 10 et de 11 jours. Ainsi le stade IV de ces 2 individus dépasse largement la valeur critique de 8,67 jours (correspondant à la valeur moyenne de la durée du stade IV témoin plus 2 fois l'écart-type de cette durée). On est en mesure de conclure que ces 2 opérés ont eu un stade IV significativement rallongé si l'on admet que la population des témoins est normalement distribuée.

Chez ces 2 individus à stade IV allongé, l'implantation massive de PI entraîne une métamorphose anticipée ce qui les rend quelque peu comparables aux animaux prothétéliques obtenus par destruction de la zone périphérique de la PI. La taille des animaux est intermédiaire entre un stade IV et l'adulte. Les ailes se sont développées à partir des ptérothèques, se sont redressées et ont acquis une texture imaginale

(ailes postérieures transparentes, plissées en éventail sous des élytres parfaitement bien constitués). Ces organes du vol ne recouvrent que les 3 premiers segments abdominaux alors qu'ils sont un peu plus longs chez les imagos nains obtenus après électrocoagulation des cellules C. Les autres caractères morphologiques sont aussi typiquement imaginaux : la carène pronotale est incurvée en son milieu, les soies thoraciques sont fournies et longues. Nous verrons plus loin que la pigmentation n'est pas perturbée et est du type imaginal.

Ces 2 animaux prothétéliques ont succombé au deuxième et troisième jour du stade V et leur mort n'a pas permis d'observer l'éventualité d'une préparation à une cinquième mue. Toutefois, il y a de fortes présomptions pour que le stade IV ait été le dernier stade larvaire, c'est-à-dire préimaginal, comme en témoignent sa durée tout à fait comparable à celle du stade V témoin et la métamorphose anticipée des 2 animaux à la quatrième exuviation.

b) *Action sur la pigmentation.* Les expériences d'implantation de PI entraînent un assombrissement de la pigmentation de 36 % des animaux du stade V et de 32 % des adultes alors que les autres opérés conservent leur coloration grégaire normale.

La pigmentation des animaux grégaricolores est identique à celle des témoins décrite plus haut.

Chez les individus sombres le noircissement tégumentaire se manifeste chez les larves à l'occasion de l'exuviation qui suit l'implantation de PI et peut persister chez l'adulte (tableau I).

Les larves sombres (fig. 8) présentent une teinte noire dorsale nettement prononcée. Sur les flancs, la tête et les membres prédomi-

Fig. 8. — Larve du stade V assombrie par l'implantation de 6 PI au stade IV (c). Larve du stade V témoin (d).

nent des taches sombres qui masquent presque complètement la coloration de fond. L'envahissement du pigment mélanique ne touche pas à la face ventrale qui reste jaunâtre. Ainsi, les larves conservent une pigmentation bicolore typiquement larvaire voisine de la coloration des larves élevées sur fond noir. Toutes les larves n'atteignent pas ce degré de noircissement, on obtient en réalité une série parfaitement continue de pigmentation allant depuis la pigmentation grégaricolore typique jusqu'à la pigmentation fortement mélanique. L'effet mélanotrope de l'implantation de PI ne persiste pas chez les adultes issus de larves faiblement assombries au stade V, à la cinquième exuviation ces opérés reprennent une pigmentation grégaire normale du type imaginal.

Chez les adultes fortement mélaniques (fig. 9) la pigmentation se rapproche de celle des larves sombres. La carène pronotale est uniformément noire dorsalement, les 2 bandes dorsales ne sont pas discernables. Des taches mélaniques bien visibles, irrégulières et denses se répartissent sur la tête, les faces latérales du pronotum, les pleurites et les pattes. Le noircissement des nervures des élytres est très soutenu, il accentue sans les étendre les taches préexistantes couvrant plusieurs cellules élytrales. La surface ventrale est la moins mélanisée, elle présente de nombreuses ponctuations fines, grisâtres sur un fond brun clair. La surface recouverte par la mélanine et les ommochromes hypodermiques est sujette à de grandes variations d'un animal à l'autre, d'où la répartition des adultes selon une progression continue ayant pour extrêmes d'une part l'imago grégaire normal et d'autre part l'imago sombre présentant une extension maximum des dessins mélaniques et ommochromiques.

Fig. 9. — Adulte assombri par l'implantation de 6 PI au stade IV (e). Adulte témoin (f).

Chez les 2 animaux prothétéliques, l'assombrissement tégumentaire ne se manifeste pas. Le protonum a une pigmentation brune avec les bandes dorsales ; la tête, les pleurites et les fémurs postérieurs possèdent des taches noires plus ou moins développées sur un fond beige alors que la face ventrale est plus claire.

Il ressort de cette série expérimentale que l'implantation massive de PI a pour conséquence principale d'induire, à partir de l'exuviation suivant notre intervention, le noircissement des animaux, copiant la pigmentation mélanique de type homochromique des animaux, solitaires élevés sur fond noir. Il est à noter que l'implantation de PI parvient aussi à provoquer la métamorphose précoce ou prothétélie chez 2 animaux.

5) *Déconnexion des corps allates.*

Les résultats d'électrocoagulation de PI, selon les zones détruites, imitant parfois très fidèlement les résultats d'implantation ou d'ablation des *corpora allata* on est tenté d'admettre que les corps allates se trouvent sous la dépendance fonctionnelle de la PI dans le contrôle de la métamorphose et de la pigmentation solitaricolore. Nos expériences d'implantation sont insuffisamment démonstratives pour reconnaître à priori un contrôle par les seules voies humorales (2 animaux seulement sur 73 ont eu leur métamorphose perturbée) aussi dans cette série expérimentale nous avons supprimé l'innervation cérébrale des corps allates par rupture des nerfs allato-cardiaques pour savoir si les liaisons nerveuses cérébrales étaient nécessaires au contrôle de ces organes.

L'opération définie ci-dessus a porté sur 93 larves du quatrième stade. La mortalité post-opératoire fréquente surtout dans les 2 premiers jours consécutifs à l'intervention s'est élevée à 13 %. La durée moyenne du stade IV est de 7,06 jours.

La métamorphose intervient pour tous les opérés après un stade V larvaire qui a duré moins de 13 jours. Les adultes sont parfaitement conformés et de taille normale. La déconnexion des *corpora allata* n'a donc pas modifié la morphognèse imaginale.

La pigmentation des opérés n'est pas perturbée pour 96 % des larves du stade V. Ces animaux présentent une coloration typiquement grégaire qu'ils conservent au stade imaginal. Par contre 2 larves sur 78 au stade V, soit 4 % de l'effectif, possèdent une pigmentation légèrement solitaricolore : sur les flancs et les fémurs métathoraciques existent quelques taches verdâtres plus ou moins développées. Ces 2 larves vertes font retour à la pigmentation grégaricolore dès l'exuviation suivante. Ainsi le stade VI ou imaginal des animaux à *corpora allata* déconnectés est constitué d'une population homogène d'imagos grégaires rappelant en tous points les témoins.

Ces résultats suggèrent que l'influence protocérébrale sur l'activité des *corpora allata* ne transite pas par les nerfs allato-cardiaques.

II — ANIMAUX OPERES AU STADE V.

Les expériences sur des animaux du stade V ne diffèrent de celles réalisées au stade IV que par l'âge des individus au moment de l'opération : toutes nos interventions (électrocoagulations électives suivies ou non d'allatectomie, implantation de 6 PI, rupture des nerfs allato-cardiaques) ont été faites sur des animaux âgés seulement de 2 à 4 heures car passé ce délai il n'est plus possible de s'opposer à la métamorphose.

1) *Electrocoagulation de la zone périphérique de la pars intercerebralis et du sillon médian.*

Sur 152 larves soumises à cette opération, 93 ont survécu au stade V comme le rapporte le tableau III.

TABLEAU III

Résultats d'électrocoagulation des zones A-B (— AB) et C (—C) de la zone A-B suivie d'allatectomie (— AB, — c.a.), d'implantation de 6 PI (+ 6 PI) et de déconnexion des corps allates sur le stade V.

Opération	Pigmentation	Stade VI					
		Larves métathétéliques		Adultes métathétéliques		Adultes normaux	
		n	%	n	%	n	%
— C	Grégaire	0	0	0	0	63	68
	Verte	0	0	0	0	2	2
	Claire	0	0	0	0	28	30
— AB	Grégaire	0	0	1	1	64	75
	Verte	1	1	5	6	15	17
	Claire	0	0	0	0	0	0
— AB — c.a.	Grégaire	0	0	0	0	28	100
	Verte	0	0	0	0	0	0
	Claire	0	0	0	0	0	0
+ 6 PI	Grégaire	0	0	0	0	42	65
	Sombre	0	0	0	0	23	35
Déconnexion des c.a.	Grégaire	0	0	0	0	45	100
	Verte	0	0	0	0	0	0
	Claire	0	0	0	0	0	0

n = nombre d'animaux.

a) *Action sur la métamorphose.* L'électrocoagulation de la région périphérique de la PI est sans aucun effet sur la métamorphose qui se produit normalement pour tous les animaux à l'exuviation suivante.

b) *Action sur la pigmentation.* La destruction des éléments périphériques de la PI entraîne au stade imaginal une dépigmentation de 30 % des individus et le verdissement de 2 adultes. L'éclaircissement tégumentaire des imagos correspond à la description que nous avons faite plus haut. Les 2 animaux verts ne présentent qu'une faible répartition de taches vert-sombre sur les flancs et cette pigmentation est en fait plus proche du type grégaricolore que du type solitaricolore.

Ces résultats confirment le contrôle de la mélanisation cuticulaire par les CNS C.

2) *Electrocoagulation de la zone centrale de la pars intercerebralis.*

La présente série, avec survie de 61 % des opérés, copie les résultats de l'expérience similaire effectuée sur des larves du stade IV mimant les effets d'une implantation de *corpora allata.*

a) *Action sur la métamorphose.* La destruction de la partie centrale de la PI a empêché la métamorphose d'un seul animal. La durée de son stade V est de 13 jours, soit inférieure de 2 jours à la durée moyenne des autres opérés (écart significatif). Ses caractères morphologiques au stade VI nettement larvaires permettent de le considérer comme une larve métathétélique. Il n'est pas possible de savoir si ce sujet qui a succombé 3 jours après sa cinquième exuviation aurait pu entreprendre une sixième mue.

Cette opération a en outre troublé la réalisation complète des caractères imaginaux chez 7 % des animaux qui sont des imagos métathétéliques telles que nous les avons définis plus haut.

Mais pour la majorité des opérés, soit 92 % de la série expérimentale, la métamorphose s'est accomplie normalement à la cinquième exuviation.

b) *Action sur la pigmentation.* Le tableau III montre que l'électrocoagulation de la zone centrale de la PI peut induire la pigmentation verte chez des animaux vivant en population dense. Le verdissement tégumentaire touche la larve métathétélique, 5 imagos métathétéliques et 15 adultes normaux. Trois imagos métathétéliques et la larve métathétélique présentent une pigmentation verte intense voisine du type solitaire alors que les autres animaux verts ont une pigmentation plus proche du type grégaricolore avec quelques traînées verdâtres sur les côtés du corps et du vertex.

Il est donc encore possible de retarder ou de troubler partiellement la métamorphose et de produire la pigmentation verte en détruisant la zone neurosécrétrice AB de la PI dans les premières heures qui suivent la quatrième exuviation.

3) *Electrocoagulation de la zone centrale de la pars intercerebralis suivie d'une allatectomie.*

Ce type d'intervention expérimentale mixte sur le stade V est sans effet sur la métamorphose et sur la pigmentation comme le montre le tableau III. Sur 103 opérés, 73 % succombent au stade V et 28 animaux réussissent à muer dans des délais assez comparables à ceux des témoins. Cette cinquième mue est une mue de métamorphose parfaite aussi bien morphologiquement que chromatiquement : les opérés adultes présentent une pigmentation grégaire typique identique à celle des adultes normaux.

L'électrocoagulation au stade V de la zone centrale de la PI suivie d'allatectomie est inapte à troubler la métamorphose et la pigmentation, confirmant les résultats du stade IV.

4) *Implantation de six pars intercerebralis.*

L'implantation massive de PI tout au début du stade V a pour conséquence d'avancer d'un jour la cinquième exuviation après une mortalité relativement élevée de 29 % intervenant surtout à la fin du stade larvaire. L'évolution des survivants rappelle de très près celle des animaux greffés au stade IV.

Tous les opérés, sans exception, sont des adultes parfaits au stade VI, ainsi les processus de la métamorphose se sont déroulés normalement mis à part une certaine anticipation.

La pigmentation cuticulaire d'un tiers des imagos environ a subi un virage plus ou moins prononcé vers l'assombrissement par extension des plages noires à la surface du corps. Le noircissement se manifeste surtout sur la face dorsale, sur les flancs et sur les fémurs.

Dans le cas où l'implantation de 6 PI s'est révélée active, l'effet physiologique de cet apport de tissu neurosécréteur protocérébral a provoqué l'étalement et la synthèse des pigments mélaniques cuticulaires et des ommochromes hypodermiques chez les opérés.

5) *Déconnexion des corps allates.*

Les résultats de déconnexion des *corpora allata* avec les *corpora cardiaca* sur de jeunes animaux du stade V sont rapportés dans le tableau III. Ces larves, après une mortalité voisine de 8 %, se métamorphosent dans leur totalité et les délais d'exuviation atteignent des valeurs sensiblement égales aux valeurs correspondantes des témoins.

Cette expérience, d'autre part, n'affecte pas la pigmentation des animaux, tous les adultes conservent une livrée grégaire normale comparable à celle des témoins.

DISCUSSION ET CONCLUSION

La destruction de la zone périphérique de la PI et du sillon médian est susceptible d'induire la métamorphose anticipée chez une larve

du stade IV. L'électrocoagulation de la zone centrale perturbe parfois la morphologie, elle peut bloquer ou seulement troubler le développement imaginal aboutissant à la formation de larves ou d'imagos métathétéliques. Ces résultats semblant complexes s'apparentent aux effets d'une allatectomie ou d'une implantation de *corpora allata* (Joly 1960). De plus, la destruction de la zone centrale suivie immédiatement de l'allatectomie n'est plus en mesure de retarder la morphogenèse imaginale. De cet ensemble de constatations, il est logique d'admettre que la PI n'intervient pas directement sur le déterminisme de la métamorphose mais par l'intermédiaire des corps allates. L'électrocoagulation du centre de la PI s'identifie plus ou moins parfaitement à l'implantation de *corpora allata* alors qu'une telle électrocoagulation est inefficace si elle est associée à une allatectomie, il semble donc que cette région neurosécrétrice agit en intervenant sur l'activité des corps allates par la production d'un stimulus inhibiteur. Par contre, l'électrocoagulation de la périphérie de la PI et du sillon médian rappelle les effets d'une allatectomie permettant d'attribuer à cette région protocérébrale une fonction stimulatrice des corps allates qui réagissent par la production du facteur juvénile. Ces zones périphériques et centrale de la PI sont respectivement formées essentiellement de CNS C et de CNS A et B, il est donc raisonnable d'attribuer à ces éléments neurosécréteurs le double contrôle neuro-endocrine des *corpora allata* : les CNS A et B freineraient l'activité de ces glandes ou inhiberaient l'action de leur hormone et les CNS C périphériques auraient au contraire une fonction stimulatrice.

Ainsi le développement post-embryonnaire s'expliquerait par la dualité antagoniste de ce mécanisme : une dominance qualitative du facteur C déterminerait les mues larvaires en activant la production d'hormone juvénile et lors de la préparation de la mue imaginale il faudrait admettre la suprématie passagère du facteur issu des CNS A et B bloquant l'activité des corps allates ou s'opposant à l'action de l'hormone juvénile. Cette hypothèse est en parfait accord avec nos observations histo-cytologiques (Girardie et Girardie 1966, 1967) interprétées en fonction des résultats expérimentaux obtenus par Joly (1960). Les recherches sur la physiologie des *corpora allata* de *Locusta* par cet auteur aboutissent à mettre en évidence la présence, aux jours 2 et 3 du stade V, d'un facteur sanguin qui s'oppose à la fonction juvénilisante de ces organes. De notre côté, nous avons constaté en accord avec Clarke et Langley (1963) que les CNS A et B ne montraient pas de modifications morphologiques apparentes au cours de la vie larvaire, mais que les cellules C présentaient une accumulation de leur produit de sécrétion, témoignant d'une rétention du facteur neurosécrété, 1 à 2 jours avant la période critique définie par Joly.

Nos interventions ne nous permettent pas de préciser le mode d'inhibition des *corpora allata* par les CNS A-B. Ces cellules peuvent

aussi bien produire un facteur freinateur de l'activité des corps allates qu'un principe inactivant l'hormone juvénile. Cette seconde hypothèse complèterait les résultats de GILBERT (1959), de GILBERT et SCHNEIDERMAN (1958, 1959, 1960) qui montrent que des extraits d'hormone juvénile injectés sur des pupes de divers Lépidoptères sont inhibés mone juvénile sur des pupes de divers Lépidoptères sont inhibés chimiquement avant qu'ils ne puissent exercer leur action. Ils démontrent en outre que ce mécanisme inhibiteur responsable de la métamorphose est indépendant des *corpora allata* alors que chez *Rhodnius* WIGGLESWORTH (1948) fait d'abord jouer à ces organes un rôle primordial dans ce mécanisme, puis semble croire le contraire (1952).

L'inefficacité de nos expériences de déconnexion confirment nos récents résultats du contrôle de la fonction gonadotrope des *corpora allata* (GIRARDIE 1967) : l'influence cérébrale sur les corps allates ne s'exerce pas uniquement par voie nerveuse, mais également selon un mode humoral. Les CNS médianes produisent un neurosécrétat qui, cheminant par les nerfs cérébrocardiaques internes, parvient aux *corpora cardiaca* et de là diffuserait dans le sang sous forme d'hormone inhibitrice et excitatrice des corps allates, justifiant OZBAS (1957) qui n'a pu mettre en évidence chez *Locusta* le passage de la neurosécrétion dans les *corpora allata*. Il est donc légitime de croire que la nature de la dernière mue se détermine dans le milieu intérieur de l'insecte en l'absence ou avec très peu du principe des CNS C dont la libération cesserait tout au début du stade V permettant l'action inhibitrice du facteur des cellules A et B à évacuation continue d'agir efficacement sur les corps allates.

Nos expériences d'électrocoagulation mettent en évidence un autre fait intéressant concernant la métamorphose : la dissociation des 2 caractères morphologique et chromatique de la métamorphose. L'implantation de *corpora allata* a montré que toute perturbation morphologique, si minime soit-elle, de la métamorphose s'accompagnait toujours du maintien de la pigmentation larvaire (JOLY 1960). Cette conclusion contraste avec les résultats d'électrocoagulation de la zone A-B de la PI qui semblent lever une inhibitoin des corps allates) ; ainsi un animal qui réagit morphologiquement à une telle électrocoagulation prend une pigmentation du type imaginal. Le caractère chromatique de la métamorphose n'est donc pas touché par notre intervention. Une implantation d'une paire de *corpora allata* imaginaux équivaut à une introduction brutale d'une grande quantité d'hormone juvénile au moment de l'implantation ; au contraire la destruction des cellules A-B libère les corps allates qui vont accroître progressivement le taux d'hormone juvénile sans jamais atteindre celui réalisé dans l'expérience ci-dessus. Ces données s'apparentent aux expériences de BUCKMANN (1959) qui montrent que le changement de couleur et la mue sont dus chez *Cerura* à la même hormone (ecdysone) mais à des concentrations différentes :

le changement de couleur ne se fait que pour de faibles doses d'hormone alors qu'il en faut beaucoup pour la mue. On peut admettre un tel mode d'action de l'hormone juvénile sur la pigmentation imaginale : une forte dose d'hormone juvénile inhiberait à la fois la métamorphose et la pigmentation imaginale alors qu'une élévation progressive de l'hormone ne pourrait perturber que la métamorphose et serait sans effet sur la pigmentation imaginale.

L'éventualité d'une action inhibitrice des *corpora allata* par la région A-B de la PI se trouve confirmée par l'influence de l'électrocoagulation de ce centre sur la régulation de la pigmentation verte. Cette intervention peut induire chez les opérés le verdissement tégumentaire à l'exuviation suivante et l'apparition de la livrée verte est en rapport étroit avec la suppression totale ou sub-totale de la métamorphose. Les larves et les adultes métathétéliques dus à une hyperactivité des *corpora allata* sont presque tous verts et ce sont eux parmi nos opérés qui se rapprochent le plus du type solitaire par leur pigmentation. Les animaux dont la métamorphose s'est déroulée normalement sont pour la plupart grégaricolores avec une minorité présentant une pigmentation verte très peu prononcée. On admet l'hypothèse suivant laquelle la coloration verte du tégument répond à une adaptation chromatique du type morphologique liée au mode de fonctionnement des corps allates chez les Acridiens (Weed-Pfeiffer 1942 ; Joly 1951, 1952 a, 1952 b, 1960 ; Staal 1961) retrouvée depuis chez le Phasme *Carausius* par Raabe (1961, 1962). Nos expériences de destruction de la zone neurosécrétrice A-B suivie d'allatectomie montrent que la PI n'agit pas directement sur le développement du pigment vert mais que les *corpora allata* devant intervenir comme organe de relais doivent être présents. Nous apportons ici une nouvelle preuve de l'inhibition des corps allates ou de leur hormone par la région centrale de la PI.

Les corrélations entre la morphologie et la pigmentation verte sont assez simples : plus la métamorphose est perturbée, plus l'animal a des chances d'être solitaricolore, et l'animal dont la métamorphose s'est déroulée normalement est grégaire ou peut prendre une pigmentation légèrement verte sans plus. Ce comportement s'explique aisément si on admet une dépendance fonctionnelle des *corpora allata* par rapport au cerveau comme nous l'avons définie plus haut. Une électrocoagulation de la zone A-B convenablement réussie suspend l'inhibition des corps allates, ou de leur hormone, qui réagissent par une production accrue de leur sécrétion dont l'action se traduit par la suppression de la métamorphose (métathétélie) et l'apparition de la pigmentation franchement verte. Une électrocoagulation réalisée avec moins de succès (destruction insuffisante ou endommageant une forte proportion de CNS C) lève imparfaitement l'inhibition des corps allates qui ne voient

leur activité que faiblement augmentée ne réussissant qu'à troubler certains caractères imaginaux et à induire encore la pigmentation verte. Enfin une électrocoagulation qui a encore plus échoué laisserait fonctionnels un grand nombre d'éléments inhibiteurs des *corpora allata* ou aurait détruit en même temps la majorité des éléments neurosécréteurs stimulateurs de la zone C compensant l'effet de destruction de la zone A-B ; de ce fait la fonction sécrétrice des corps allates est très peu ou pas du tout perturbée d'où métamorphose normale et pigmentation grégaire ou faiblement solitaire. Il est logique de reconnaître que la réussite de nos électrocoagulations varie d'une façon continue entre ces 3 types, ce qui explique le passage continu entre la pigmentation verte et la pigmentation grégaire, parallèlement au passage entre la morphologie imago métathétélique et imago parfait : en effet les animaux intermédiaires entre les adultes métathétéliques et les adultes normaux sont les imagos métathétéliques qui ont leur pigmentation la moins troublée.

Les *corpora allata* implantés au début du stade V sont actifs à l'égard de la métamorphose puisqu'ils fournissent des imagos métathétéliques mais ils ne sont plus actifs lors de la cinquième exuviation puisqu'ils ne font pas apparaître la livrée verte qui aurait dû se déterminer à ce moment-là. Joly (1960) reconnaît qu'entre le début et la fin du stade V, les corps allates ont été vraisemblablement inhibés par un facteur sanguin qui bloque leur activité chromatotrope. Si ce facteur est issu de la région neurosécrétrice A-B protocérébrale, la destruction de la zone centrale de la PI devrait permettre à l'activité chromatotrope des *corpora allata* de se manifester à la cinquième exuviation. Nos résultats apportent une éclatante justification de cette hypothèse : la majorité de nos imagos métathétéliques présentent une pigmentation franchement solitaire. Cette constatation montre bien que l'inhibition de la genèse des pigments verts, chez *Locusta,* relève d'un mécanisme nerveux réglé par un facteur émis par la région A-B de la PI intervenant sur les corps allates ou sur leur hormone.

Les effets d'implantation massive de PI ne peuvent s'interpréter que dans le sens d'une implantation simultanée des 2 facteurs antagonistes protocérébraux A-B et C expliquant leur quasi-inefficacité sur la métamorphose, conduisant à admettre une inhibition des *corpora* ressant de noter que par 2 fois les implantations ont réussi à avancer la métamorphose conduisant à admettre une inhibition des *corpora allata.* C'est la première fois, à notre connaissance, qu'un tel résultat est fourni par l'implantation de PI sur des larves. Ce comportement singulier s'explique par la possibilité, lors du prélèvement des PI d'écarter de l'implantat un certain nombre de CNS C situées, rappelons-le, à la périphérie. De ce fait l'apport du facteur A-B inhibiteur des *corpora allata* a été prépondérant sur celui du facteur C stimulateur des corps allates, d'où production d'animaux prothétéliques.

Divers travaux antérieurs ont déjà suggéré le conditionnement des *corpora allata* par le cerveau, mais les résultats varient selon le matériel biologique utilisé. Il convient de comparer nos résultats à ces travaux qui pour la plupart traitent du contrôle des corps allates dans le cadre de leur croissance propre ou dans celui de la fonction gonadotrope, alors que nous l'abordons ici dans la fonction du déterminisme de la métamorphose et de celui de la pigmentation verte. Wigglesworth (1936) a pu montré que la décérébration chez *Rhodnius* stimule les *corpora allata* qui s'hypertrophient. Joly (1945) travaillant sur l'ovogenèse des Dytiscidés et Ozeki (1962) s'intéressant à la métamorphose d'*Anisolabis* montrent que la continuité anatomique entre le cerveau et les corps allates est nécessaire pour que ceux-ci restent fonctionnels. Par contre, chez la Blatte *Leucophaea*, Scharrer (1946, 1952) met en évidence par simple section des nerfs allato-cardiaques un hyperfonctionnement des *corpora allata* pouvant se traduire par la production d'animaux métathétéliques ; Luscher et Engelmann (1955) et Engelmann (1957) aboutissent aux mêmes conclusions pour la fonction gonadotrope et confirment un contrôle par les éléments nerveux protocérébraux. Chez *Schistocerca* (Penner 1965 ; Strong 1965), l'activité gonadotrope des corps allates nécessite l'intégrité de leurs liaisons nerveuses avec le cerveau. Staal (1961) sur *Locusta migratoria migratorioides*, étudiant les variations de volume des corps allates, la métamorphose et la pigmentation verte à la suite de section des nerfs allato-cardiaques et de réimplantation de *corpora allata*, entrevoit la possibilité d'une influence cérébrale mixte sur ces organes : une commande de nature nerveuse associée à un contrôle endocrine. Chez *Calliphora* (Thomsen 1952) et *Schistocerca grégaria* (Highnam 1962), la suppression des CNS médianes de la PI inhibe l'action des corps allates sur l'ovaire. Strong (1965) montre que la cautérisation des CNS latérales de la PI chez *Schistocerca paranensis* empêche le développement des corps allates et il attribue à ces CNS une fonction allatotrope. Johansson (1958 a et b) dans son étude sur la reproduction chez *Oncopeltus* conçoit une double action antagoniste cérébrale dont il ne peut préciser la nature : l'ablation de la PI diminue la sécrétion des corps allates chez l'animal nourri et provoque ainsi que la rupture des nerfs allato-cardiaques une stimulation de leur activité pendant le jeûne. Dreschner (1960) reconnaît aux CNS de la PI de *Periplaneta americana* une fonction allatotrope chez la larve qui devient inhibitrice chez l'adulte ; ainsi l'extirpation de la PI suivant qu'elle est réalisée sur la larve ou sur l'adulte entraîne une diminution ou une augmentation du volume des corps allates.

Nous avons essayé aussi de tester l'activité des corps allates en étudiant leur variation de volume après section des nerfs allato-cardiaques ou électrocoagulation élective ou total de la PI, mais les résultats obtenus sont inintelligibles (Girardie non publié). Ainsi nos opérations peuvent indifféremment être sans effet sur le volume de ces

glandes ou provoquer leur hypertrophie ou ralentir fortement leur croissance. Une section bilatérale des nerfs allato-cardiaques peut même s'accompagner d'une augmentation du volume d'un *corpus allatum* tandis que l'autre voit sa croissance totalement inhibée ; ce résultat était déjà connu chez *Locusta* (L. Joly communication personnelle). Aussi les variations de volume des corps allates n'ont pas été retenues comme critère de mesure de l'activité de ces organes chez *Locusta migratoria cinerascens*.

Nos précédents résultats concernant la maturité sexuelle de *Locusta* (Girardie et Vogel 1966 ; Girardie 1967) montrent que la zone C de la PI exerce par voie humorale une action excitatrice sur les *corpora allata* sans ignorer totalement, en accord avec Staal, une commande par voie nerveuse puisque la reprise du développement génital interrompu par allatectomie exige l'implantation minimum de 2 à 3 paires de corps allates très actifs déconnectés. Nous mettons en évidence chez *Locusta*, une double action protocérébrale inhibitrice et activante des *corpora allata* sans éliminer toute espèce de commande par voie nerveuse que nos expériences ne nous ont pas permis ici d'aborder ; nous avons d'autre part localisé les centres responsables de l'élaboration de ces 2 facteurs dans la PI.

Dans un travail antérieur (Girardie 1965 b), nous avons été tenté de comparer nos résultats à ceux de Strong (1965) devant la troublante similitude des effets des cautérisations des aires juxta-latérales de la PI chez *Schistocerca paranensis* et de nos électrocoagulations de la zone C périphérique. En fait, il n'est pas possible de rapprocher ces résultats car si ces 2 zones sont topographiquement semblables, elles ne contiennent pas les mêmes éléments neurosécréteurs. Chez *Schistocerca*, elles représentent les CNS latérales du protocérébron colorables à la fuchsine paraldéhyde après une oxydation prolongée. Chez *Locusta* nous n'avons jamais pu mettre en évidence à la fuchsine paraldéhyde, au Gomori et au bleu Alcian malgré des temps de préoxydation élevés, les C NS latérales situées par Cazal (1948) et Raabe (1964) dans les parties très latérales du protocérébron. De plus les neurites des CNS C se joignent à ceux des cellules A et B pour constituer les tractus cardiaques internes (Girardie et Girardie 1966, 1967) sans jamais correspondre aux faisceaux cardiaques externes issus des cellules latérales.

Complétant des recherches préliminaires (Girardie et Cazal 1965), nous montrons que les CNS C, en dehors de leur intervention sur les corps allates, interviennent aussi sur la régulation de l'adaptation chromatique morphologique par la sécrétion d'un facteur assombrissant. Le déterminisme cérébral de l'activation de la synthèse des pigments bruns et sombres a déjà été reconnu chez *Calliphora* (Fraenkel 1935 ; Fraenkel et al. 1962, 1963, 1965 et 1966 ; Cottrell 1962 a, 1962 b et 1964) et chez *Bombyx* (Hashigushi 1962 ; Hashigushi et al. 1965) où le cerveau

sécrète un facteur assombrissant au moment de l'exuviation qui induit en plus le tannage chez la mouche. Cottrell (1962 b) montre que cette hormone n'est pas spécifique et que le sang de *Schistocerca* provoque le noircissement de mouches décapitées. Fuzeau-Braesh (1966), se basant sur des considérations théoriques, avance l'hypothèse d'une hormone, agissant sur la genèse des pigments mélaniques et ommochromiques chez *Locusta*. Nous apportons ici la confirmation d'un tel contrôle et la source de ce facteur assombrissant serait vraisemblablement les CNS C de la PI car, en leur absence, les animaux sont incapables de synthétiser la mélanine cuticulaire et les ommochromes hypodermiques responsables du noircissement aussi bien chez la larve que chez l'adulte. La contre-épreuve, à savoir l'implantation massive de PI, entraîne un assombrissement général des récepteurs par un hyperdéveloppement des pigments sombres sur la majeure partie du corps, confirmant l'interprétation neuro-hormonale du contrôle du développement des dessins mélaniques et ommochromiques qui ne s'extériorisent qu'à l'occasion d'une exuviation. Les résultats exposés ci-dessus s'intègrent dans l'hypothèse de la régulation chromatique faisant intervenir un mécanisme de type réflexe chez les animaux capables de polymorphisme pigmentaire : la perception de stimuli initiaux, variés et sensoriels d'origine externe (température, humidité, couleur du substrat, lumière, densité de population,...) agirait sur le cerveau qui émettrait un facteur assombrissant et qui activerait d'autres centres chromatotropes comme les *corpora allata*.

L'électrocoagulation des cellules C et la déconnexion des corps allates peut exceptionnellement s'accompagner d'un léger verdissement passager. L'apparition de rares individus faiblement verts s'explique par une action choquante du traumatisme opératoire. L'agression est d'ailleurs un phénomène bien connu chez les insectes : ainsi des blessures peuvent entraîner la libération d'ecdysone par les glandes de mue (Hinton 1953 ; Wigglesworth 1954 ; Harvay et Williams 1961 ; Bonnemaison 1963) ou déclencher la sécrétion d'hormone juvénile par les corps allates (O'Farrel et al. 1956 ; Pohley 1959 ; Staal 1961 ; Lempeneau 1961 ; Ozeki 1963).

Enfin la destruction de la zone centrale de la PI peut aussi provoquer la dépigmentation chez un nombre appréciable d'animaux (8 %, soit 12 individus, voir tableau I). Nous avons signalé au début de ce travail la difficulté d'une électrocoagulation strictement élective et nous avons admis que la destruction d'une catégorie cellulaire n'était pas sans causer des préjudices plus ou moins grands à l'activité de l'autre catégorie. Ainsi ces animaux clairs seraient la conséquence d'une lésion protocérébrale trop étendue (confirmée par l'histologie) avec destruction de CNS C entraînant une déficience du facteur assombrissant. La réalisation presqu'impossible d'une électrocoagulation sans dommages

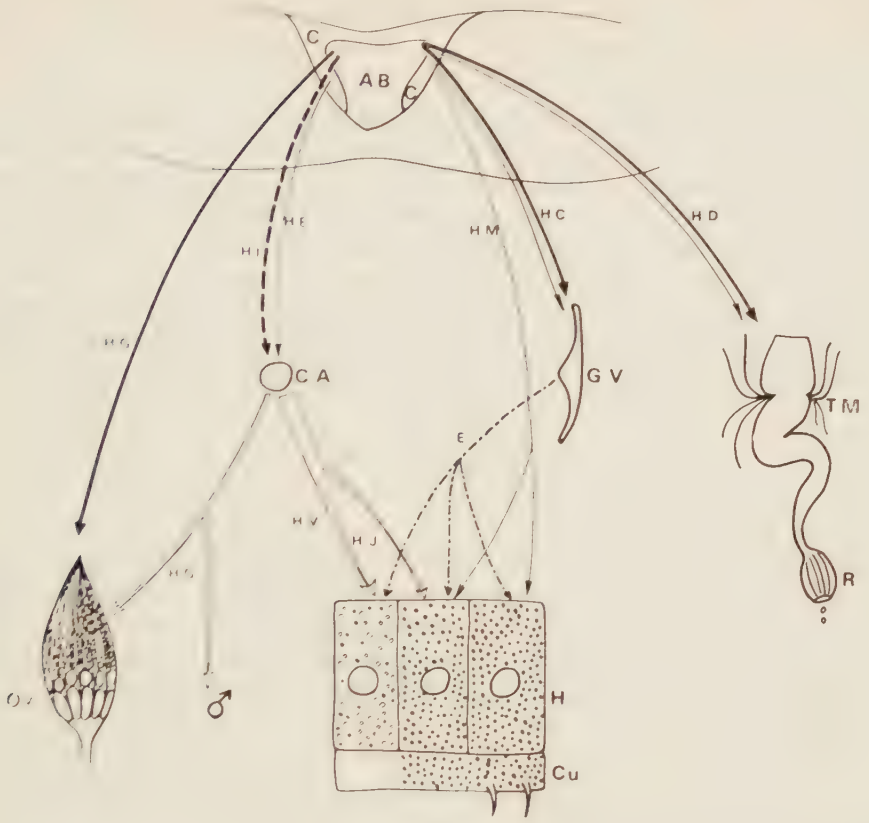

Fig. 10. — Diagramme illustrant le contrôle de la mue, de la métamorphose, de la pigmentation, des activités génitales mâle et femelle, et de la balance hydrique par les centres neurosécréteurs *AB* et *C* de la *pars intercerebralis* chez *Locusta migratoria cinerascens*. *AB*, *C*, centres neurosécréteurs *AB* et *C* ; *Cu*, cuticule ; *CA*, corps allates ; *E*, ecdysone ; *Ex*, exuvie ; *GV*, glande ventrale ; *H*, hypoderme ; *HC*, hormone cérébrale ; *HD*, hormone diurétique ; *HE*, hormone excitatrice ; *HG*, hormone gonadotrope ; *HI*, hormone inhibitrice ; *HJ*, hormone juvénile ; *HM*, hormone mélanotrope ; *HV*, hormone du verdissement ; *Ov*, ovaire ; *TM*, tubes de Malpighi ; *R*, rectum.

pour les autres cellules permet d'assimiler les nombreux cas sans perturbations de la métamorphose et de la pigmentation, à des opérations qui ont provoqué qualitativement une destruction identique des élément neurosécréteurs A-B et C. Malgré ces échecs, notre étude permet de considérer que la PI émet un facteur allatotrope par ses CNS C, antagoniste d'un facteur inhibiteur des *corpora allata* ou de leur hormone produit par les CNS A et B. Ces 2 neuro-hormones agissent de

concert avec prédominance du facteur C chez la larve qui subit des mues de croissance ; au début du dernier stade larvaire, l'évacuation du facteur C est bloquée et la mue s'accompagne de métamorphose. Nous avons en outre mis en évidence, chez *Locusta*, la production d'un principe assombrissant par les CNS périphériques de la PI.

A ces activités de la PI chez *Locusta* s'ajoutent d'autres fonctions que nous avons déjà eu l'occasion de mettre en évidence : sécrétion de l'hormone excitatrice responsable de la sécrétion de l'ecdysone par les glandes ventrales (Girardie 1962, 1963, 1964 b, 1965 a), d'une hormone gonadotrope intervenant probablement sur le métabolisme protéique et d'une hormone allatotrope responsable de la sécrétion du facteur gonadotrope par les *corpora allata* (Girardie 1963, 1964 a et b, 1967 ; Girardie et Vogel 1966), d'une hormone diurétique (Girardie 1964 b) que nous avons retrouvée chez *Gryllus bimaculatus* (Girardie 1966).

SUMMARY

The median neurosecretory cells of the *pars intercerebralis* (PI) of *Locusta migratoria cinerascens* for two more or less distinct zones in the *pars intercerebralis* : the zone AB, which is centrally located, is made up of neurosecretory cells of type A (fuchsinophil) and of type B (phloxinophil) ; the zone C, which is situated at the periphery and on both sides of the mid-line, is made up of large neurosecretory cells of type C (fuchsinophil).

This peculiar segregation of the median neurosecretory cells allows the elective destruction with an electric bistoury of the A and B type cells or the C type cells.

The electrocoagulation of the AB region has the same effects, except for some small details, as has the implantation of the *corpora allata*, that is to say : inhibition of the metamorphosis, if the intervention is made in larvae of the last but one instar (juvenile effect), induction of the green pigmentation (chromatotrope effect). Thus, the A-B cells would have an hinibitory effect on the activity of the *corpora allata* or would inactivate the hormone of the *corpora allata*. This interpretation is confirmed by the fact that a destruction of that region which contains numerous A and B type cells has no effect on animals which have previously had their *corpora allata* removed.

The destruction of the peripheral zone of the *pars intercerebralis*, containing numerous C type cells, shows perceptibly opposed effects ; it may induce the anticipated metamorphosis of IV th instar larvae and the formation of prothetelic imagos. Thus, this zone would have an excitatory aciton on the secretion of the *corpora allata*.

These two antagonist actions of the *pars intercerebralis* seem to have their effect, in *Locusta migratoria cinerascens*, through a humoral way, for deconnections of the *corpora allata* influence neither metamorphosis nor gregarian colour.

The destruction of the C zone frequently results in a general depigmentation of gregarian animals (the cuticular melanins and the hypodermic ommochromes disappearing). Implantations of the *pars intercerebralis* have an opposite effect and almost entirely black animals are obtained. These results suggest that a darkening factor is produced by the neurosecretory C type cells of the *par intercerebralis* and passes through the *corpora cardiaca.*

This confirms and completes the works which have so far in *Locusta migratoria cinerascens* that :

a) the *pars intercerebralis* produces the brain hormone which stimulates the production of ecdysone by the ventral gland.

b) the *pars intercerebralis* could also have a diuretic function

c) the two neurosecretory centers AB and C control all the activities of the *corpora allata* (juvenile, chromatotrope, gonadotrope) by the secretion of two antagonist factors (the AB factor being inhibitory and the C factor being allatotrope)

d) the C cells have a proper action, which does not depend o nthe *corpora allata,* on the pigmentation by secreting a melanotrope hormone

c) the A-B cells also have a proper action, but on the development of the ovary, they produce a gonadotrope factor which is independant of the *corpora allata.*

Laboratoire de Biologie Générale
Faculté des Sciences,
12, rue de l'Université, 67 - Strasbourg.

Bibliographie

Albrecht (F.-O.), Verdier (M.) et Blackith (R.-E.), 1958. — Déterminisme de la fertilité par l'effet de groupe chez le Criquet migrateur (*Locusta migratoria migratorioides* R et F.). *Bull. Biol. Fr. Belg., 92,* 349 - 427.

Arvy (L.) et Gabe (M.), 1953. — Données histophysiologiques sur la neurosécrétion chez les Paléoptères (Ephéméroptères et Odonates). *Z. Zellf., 38,* 591 - 610.

Bonnemaison (L.), 1963. — Action de la cautérisation sur la croissance larvaire et la diapause de *Mamestra brassicae* L. (Lép. Noctuidae). *Bull. Soc. Entomol. Fr, 86,* 117 - 127.

Bounhiol (J.-J.), Gabe (M.) et Arvy (L.), 1953. — Données histophysiologiques sur la neurosécrétion chez Bombyx mori L. et sur ses rapports avec les glandes endocrines. *Bull Biol. Fr. Belg., 87,* 323 - 333.

Buckmann (D.), 1959. — Die Auslösung der Umfärbung durch das Häutungshormon bei *Cecura vinyla* L. (Lepidoptera, Noctodontidae). *J. Ins. Physiol., 3,* 159-189.

Clarke (K.-U.) et Langley (P.-A.), 1962. — Factors concerned in the initiation of growth and moulting in *Locusta migartoria* L. *Nature, 194,* 160-162.

CAZAL (P.), 1947. — Les glandes endocrines rétro-cérébrales des insectes (étude morphologique). *Bull. Biol. Fr. Belg., Suppl. 32*, 1 - 227.

COTTRELL (C.-B.), 1962. — The imaginal ecdysis of blowflies. The control of cuticular hardening and darkening. *J. Exp. Biol., 39*, 395 - 411. — 1962 *b*. The imaginal ecdysis of blowflies. Detection of the bloodborne darkening factor and determination of some of its properties. *J. Ibid. Biol., 39*, 413-430. — 1964. Insect ecdysis with particular emphasis on cuticular hardening and darkening. *Adv. Ins. Physiol., 2*, 576 - 649.

DRESCHNER (W)., 1960. — Regenerationsversuche am Gehirn von *Periplaneta americana* unter Berücksichtigung von Verhaltensänderung und Neurosekretion. *Z. Morph. Ockol. Tiere, 48*, 576 - 649.

ELLIS (P.-E.), 1962. — Behavioural mechanisms in locust gregariouness. *Symp. Genet. Biol. Ital, 10*, 225 - 234.

ENGELMANN (F.), 1957. — Die Steuerung der Ovarfunktion bei der ovoviviparen Schabe *Leucophaea maderae. J. Ins. Physiol., 1*, 257-278.

FRAENKEL (G.), 1935. — Observations and experiments on the blowly (*Calliphora erythrocepala*) during the first day after emergence. *Proc. Zool. Soc. Lond., 87*, 893-904.

FRAENKEL (G.) et HSIAO (C.), 1962. — Hormonal and nervous control of tanning in the fly. *Sc., 138*, 27 - 29. — 1963. Tanning in the adult fly : A new function of neurosecretion in the brain. *Sc., 141*, 1057 - 1058. — 1965. Bursicon, a hormone which mediates tanning of the cuticule in the adult fly and other insects. *J. Ins. Physiol., 11*, 513-556.

FRAENKEL (G.), HSIAO (C.) et SELINGMAN (M.), 1966. — Properties of bursicon : An insect protein hormone that controls cuticular tanning. *Science, 151*, 91 - 93.

FUZEAU-BRAESCH (S.), 1966. — Etude du noircissement cuticulaire non-exuvial chez *Locusta migratoria* L. *J .Ins. Physiol,, 12*, 1363-1368.

GABE (M.), 1954. — La neuro-sécrétion chez les Invertébrés. *Ann. Biol., 30*, 5 - 62.

GILBERT (L.-I.), 1959. — The chemistry and physiology of the juvenile hormone in insects. *Diss. Abst., 12*, 3419.

GILBERT (L.-I.) et SCHNEIDERMAN (H.-A.), 1958. — The inactivation of juvenile hormone extracts by pupal silkworms. *Anat. Rec., 131*, 557 - 558. — 1960. The development of a bioassay for the juvenile hormone of insects. *Trans. Amer. Micr. Soc., 79*, 38 - 67.

GIRARDIE (A), 1962. — Fonctions de la *pars intercerebralis* chez *Locusta migratoria* L. *C. R. Acad. Sc. 254*, 2669-2670. — 1963. Rôle de la *pars intercerebralis* chez *Locusta migratoria* L. *Proc. 16 Int. Congr. Zool., 2*, 117. — 1964 *a*. Fonction gonadotrope de la *pars intercebralis* chez le mâle de *Locusta migratoria* L. (Orthoptère). *C. R. Acad. Sc., 258*, 2910-29111. — 1964 *b*. Action de la *pars intercerebralis* sur le développement de *Locusta migratoria* L. *J. Ins. Physiol., 10*, 599 - 609. — 1965 *a*. Réduction de l'intermue chez *Locusta migratoria* (L.) par implantation de *pars intercerebralis*. *C. R. Acad. Sc., 261*, 4247 - 4249. — 1965 *b*. Contribution à l'étude du contrôle de l'activité des *corpora allata* par la *pars intercerebralis* chez *Locusta migratoria* (L.). *C.R. Acad. Sc., 261*, 4876-4878. — 1966 *a*. Contribution à l'étude du contrôle du métabolisme de l'eau chez *Gryllus bimaculatus* (Orthoptère). Fonction diurétique de la *pars intercerebralis*. *C .R. Acad. Sc., 262*, 1361 - 1364. — 1966 *b*. Contrôle de l'activité génitale chez *Locusta migratoria*. Mise en évidence d'un facteur gonadotrope et d'un facteur allatotrope dans la *pars intercerebralis*. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 91, 423-439.

GIRARDIE (A.) et CAZAL (M.), 1965. — Rôle de la *pars intercerebralis* et des *corpora cardiaca* sur la mélanisation chez *Locusta migratoria* (L.). *C. R. Acad. Sc., 261*, 4525-4527.

GIRARDIE (A.) et GIRARDIE (J.), 1966. — Mise en évidence d'une activité neurosécrétrice dans les cellules C de la *pars intercerebralis* de *Locusta migratoria* L. par étude comparative histologique et ultrastructurale. *C. R. Acad. Sc., 263*, 1119 - 1122. — 1967. Etude histologique, histochimique et ultrastructurale de la *pars intercerebralis* chez *Locusta migratoria* L. (Orthoptère). *Z Zellf.* 78, 54-75

GIRARDIE (A.) et VOGEL (A.), 1966. — Etude du contrôle neuro-humoral de l'activité sexuelle mâle de *Locusta migratoria* (L.). *C. R. Acad. Sc., 263*, 543 - 546.

HARVEY (W.-R.) et WILLIAMS (C.-M.), 1961. — The enjury metabolism of the *Cecropia* silkworm. I. Biological amplification of the effetcs of localized injury. *J. Ins. Physiol.*, 7, 81 - 99.

HASHIGUSHI (T.), 1962. — Hormone-like factor controlling the manifestation of black pupa in the silkworm, *Bombyx mori. Jap. J. Genet., 37*, 91-96.

HASHIGUSHI (T.), YOSHITAKE (N.) et TAKAHASHI (N.), 1965. — Hormone determining the black pupal color in the silkworm, *Bombyx mori* L. *Nature, 206*, 215.

HIGHNAM (K.-C.), 1961. — The histology of the neurosecretory system of the adult female desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Quart. J. Micr. Sc., 102,* 27-38. — 1962. Neurosecretory control of ovarian development in the desert locust. *Mem. Soc. Endocr., 12,* 379 - 390.

HINTON (H.E.), 1953. — The initiation, maintenance and rupture of diapause ; a new theory. *The Entmol gist, 86,* 279-291.

JOHANSSON (A.S.), 1958 *a*. — Hormonal regulation of reproduction in the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Dallas). *Nature, 181,* 198-199. — 1958 b. Relation of nutrition to endocrine-reproductive functions of the milkweed bug *Oncopeltus fasciatus* (Dallas) (Hteroptera Lygaeidae). *Nytt Magasin Zool.,* 7, 1-132.

JOLY (L.), 1960. — Fonctions des corpora allata chez *Locusta migratoria* (L.). Thèse, Strasbourg, 103 pp.

JOLY (P.), 1945. — La fonction ovarienne et son contrôle humoral chez les Dytiscidés. *Arch. Zool. Exp., 84,* 49-164. — Déterminisme endocrine de la pigmentation chez *Locusta migratoria* L.C. *R. Soc. Biol., 145,* 1362-1366. — 1952 *a*. Déterminisme de la pigmentation chez *Acrida turrita* L. *C. R. Acad.,* 235, 1054-1056. — 1952 *b*. Production d'adultoïdes chez *Locusta migratoria* L. *C. R. Acad. Sc., 235,* 1555-1557.

KENNEDY (J.S.), 1956. — Phase transformation in locust biology. *Biol. Rev.,* Cambridge, *31,* 349-370.

LARSEN (J.R.), 1966. — The relationship between neuroscretory cells and the larval moults in the mosquito ; *Aedes aegypti*. *Trans. Amer. Micr. Soc., 85,* 165.

LEMPPENAU (M.), 1961. — Entwicklungsstrüngen bei Grosschmetterlingen nach verschiedenen Operationen, insbesondere nach Implantationen von Gewebe — und Papier stückchen in die Leibeshöhle der Rampen von *Antheraea pernyii* Guér., *Experientia, 8,* 369-370.

LUSCHER (M.) et ENGELMANN (F.), 1955. — Ueber die Steuerung der Corpora allata-Funktion bei der Schabe *Leucophaea maderae*. *Rev. Suisse Zoll., 62,* 649-659.

NAYAR (K.K.), 1953. — Neurosecretion in *Iphita limbata* Stal., *Curr. Sc., 22,* 149. — 1955. Studies on the neuroscretion system of *Iphita limbata*. I. Distribution and structure of te neuroscretory cells of the nerve ring. *Biol. Bull., 108,* 296-307.

NOVAK (V.J.A.), 1964. — The phylogenetic origin of neurosecretion. *Gen. Comp. Endocr, 4,* 696-703.

O'FARRELL (A.F.), STOCK (A.) et MORGAN (J.), 1956. — Regeneration and the moulting cycle in *Blatella germanica* L. IV. Single and repeated regeneration and metamorphosis. *Austral. J. Biol. Sc., 9,* 406-424.

CZBAS (S.), 1957. — Two kinds of secretion in corpora cardiaca of *Locusta migratoria* (L.) *Ph. solitaria* (Orthoptera : Acrididae). *Communic. Fac. Sc. Ankara, 8,* 45-57.

OZEKI (K.), 1961. — Secretion of the juvenile hormone in the imago of the earwig, *Anisolabis maritima*. *Sc. Pap. Coll. Gen. Educ., Tokyo, 11,* 101-107. — 1962. Studies on the secretion of the juvenile hormone in the earwig, *Anisolabis maritima*. *Ibidem, 12,* 65-72. — 1963. Further studies on the secretion of juvenile hormone by the *corpus allatum* in the earwig *Anisolabis maritima*. *Ibidem, 13,* 213-221.

PENER (M.P.), 1965. — On the influence of *corpora allata* on maturation and sevual behaviour of *Schistocerca gregaria*. *J. Zool., 147,* 119-136.

POHLEY (H.J.), 1959. — Experimentale Beiträge zur Lenkung der Organentwicklung, des Häutungsrhythmus und der Metamorphose bei der Schabe *Periplaneta americana* L. *Roux' Arch., 151,* 323-380.

RAABE (M.), 1959. — Neurohormones chez les Insectes. *Bull. Soc. Zool. Fr., 84,* 272-316. — 1961. Recherches sur le déterminisme des genèses de pigments chez le Phasme, *Carausius morosus C. R. Acad. Sc., 252,* 3663-3665. — 1962. Rôle des glandes endocrines dans la genèse des pigments chez un Phasme, *Carausius morosus*. Comparaison avec les faits connus chez les Acridiens. *Symp. Genet. Biol. Ital., 10,* 235-249. — 1964. Nouvelles recherches sur la neurosécrétion chez les Insectes. *Ann. Endocr., 25,* 107-112.

STRONG (L.), 1965. — The relationship between the brain, *corpora allata* and oöcyte growth in the Central American locust, *Schistocerca* Sp. II. the innervation of the corpora allata, the lateral neurosecretory complex and oöcyte growth. *J. Ins. Physiol., 11,* 271-280.

SCHARRER (B.). — 1946. — Section of the nervi corporis cardiaci in *Leucophaea maderae* (Orthoptera). *Anat. Rec., 96,* 577. — 1952. Neurosecretion. XI. The intercerebralis-cardiacum-allatum system of the insect, *Leucophaea maderae*. *Biol. Bull., 102,* 261-272.

SCHARRER (E.) et CHARRER (B.), 1954. — Neurosekretion. *Handbuch der Mikroskopischen Anatomie des Menschen, 6.* 953-1066.

SCHNEIDERMAN (H.A.) et GILBERT (L.I.), 1959. — The chemistry and physiology of insect growth hormones. In Cell, Organism and Milieu, *17th growth symposium, Ronald Press Comp.*, 157-187.

STALL (*G.B.*), 1961. — Studies on the physiology of phase induction in *Locusta migratoria migratorioides* R. F. Veenman und Zonen, Wageningen, 125 pp.

STRICH-HALBWACHS (M.C.), 1959. — Contrôle de la mue chez *Locusta migratoria*. *Ann. Sc. Nat., Zool., 1,* 483-570.

THOMSEN (E.), 1952. — Functional significances of the neurosecretory brain cells and the corpus cardiacum in the female blow-fly, *Calliphora erythrocephala* Meig. *J. Exp. Biol., 29,* 137-172.

UVAROV (B.P.), 1928. — Locusta and grasshoppers. *A handbook for their study and control.* London : Imperial Bureau of Entomology, 352 pp.

WEED-PFEIFFER (I.G.), 1942. — Suppression of metamorphosis in the grasshopper *Melanoplus differentialis*. *Anat. Rec., 84,* 486.

WIGGLESWORTH (V.B.), 1936. — The function of the corpus allatum in the growth and reproduction of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Quart. J. Micr. Sc., 79,* 91-121. — 1948. The function of the corpus allatum in *Rhodnius prolixus*. *J. Exp. Biol., 25,* 1-14. — 1952. Hormone balance and control of metamorphosis in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Ibidem, 29,* 620-631. — 1954. The physiology of insect metamorphosis. *Monographs in Exp. Biol.*, n° 1 Cambridge University Press.

Cet article recouvre en partie le travail d'une thèse de doctorat d'Etat ès-sciences naturelles. La thèse présentée le 11 mars 1967 à la Faculté des Sciences de Strasbourg est inscrite au C.N.R.S. sous le numéro : A.O. 1308.

Laboratoire de Biologie Générale
Faculté des Sciences
67 - Strasbourg, FRANCE

Imp. « LES PRESSES » 45 - PITHIVIERS Dépôt Légal : 1967, 4e TRIMESTRE